3. Copulations last, on an average, for 60 minutes.
4. In favourable cases, foetal movements can be observed from the 11th month of pregnancy.
5. The gestation period covers 16 months.
6. The birth weight of a Great Indian Rhinoceros is 60-70 kg.

LITERATUR

LANG, E. M. 1961. *Beobachtungen am Indischen Panzernashorn (Rhinoceros unicornis)*. Der Zoologische Garten (NF) Bd. 25.

RIPLEY, D. 1952. *Territorial and sexual behavior in the Great Indian Rhinoceros, a speculation*. Ecology, Vol. 33, nº 4.

TONG, E. H. 1958. *Notes on the breeding of Indian Rhinoceros, Rhinoceros unicornis at Whipsnade Park*. Proc. Zool. Soc. London. Vol. 130, Part 2.

Nº 20. **F. Müller**, Basel. — Zum Vergleich der Ontogenesen von *Didelphis virginiana* und *Mesocricetus auratus*. (Mit 2 Textabbildungen)

Das Studium einer phylogenetischen Umgestaltung der Säuger-Ontogenesen setzt die genaue Kenntnis der Geburtszustände voraus. Die vorliegende Arbeit ist in diesem Zusammenhang aus der Auseinandersetzung mit der Geburtssituation der Marsupialia entstanden.

Dass die Beuteltiere in einem sehr unfertigen Zustand geboren werden, ist seit langem bekannt. In den Beschreibungen ihrer Neonaten werden folgende Sachverhalte betont:
der Verschluss der noch unentwickelten Sinnesorgane
und als weitere morphologische Anpassungen an eine besonders frühe Geburt

— gegenüber den Hinterbeinen auffallend differenzierte Vorderextremitäten mit getrennten und mit Krallen versehenen Fingern: eine Gestaltung, die das Erreichen des Beutels von der Geburtsöffnung her ermöglicht;

— die frühe Ausbildung des sekundären Gaumens, die Verwachsung der Lippen zu einem Saugrohr, eine muskulöse Zunge und eine hochgestellte Epiglottis: morphologische Voraussetzungen für ein bei *Didelphis* während 50 Tagen ununterbrochen fortgesetztes Saugen an der mütterlichen Zitze;

— und als wichtige Vorbereitung für eine frühe Existenz ausserhalb des Mutterleibes eine funktionsbereite Lunge.

Diese morphologischen Charakteristika werden in der Literatur als Heterochronien beschrieben, eine Präzisierung des Bezugssystems wird aber meist nicht gegeben. Mc Crady (1938) vergleicht bei derartigen Feststellungen mit der Ontogenese von *Oryctolagus*, die, obwohl im ganzen 30/35 Tage gegenüber nur 12¾ Tagen von *Didelphis* dauernd, in ihrem ersten raschen Ablauf Ähnlichkeiten mit der *Didelphis*-Embryonalentwicklung aufweist. Es scheint mir indessen notwendig, den Vergleich mit einer Form von äquivalenter Entwicklungszeit zu unternehmen. Der Goldhamster mit der für die Eutherien kürzesten Tragdauer von 16 Tagen erweist sich für eine Gegenüberstellung geeignet, zeigt es sich doch, dass *Didelphis* und *Mesocricetus* bis zum Erreichen des Geburtsstadiums durch *Didelphis* dasselbe Entwicklungstempo haben.

Unser Vergleich von Marsupialier-und Eutherien-Ontogenese wurde vorerst rein typologisch unternommen, zur Beantwortung der Frage nämlich, wie die gestaltlichen Merkmale der Beutler-Neonaten in die Gesamtentwicklung eingeordnet seien: ob es sich tatsächlich um beschleunigt entstehende Bildungen handle, auf Kosten deren andere morphologische Ausprägungen eine Retardierung erführen.

Wir können den Vergleich nicht im einzelnen durchgehen, sondern fassen in einer Übersicht (Abb. 1) zusammen:

Etwas verfrüht (½ Tag) erscheint bei *Didelphis* die Lungenanlage, ebenfalls um einen halben Tag verfrüht erfolgt der Verschluss des sekundären Gaumens und seine Festigung durch Deckknochen. Die grösste Verfrühung von sicher 2 Tagen beobachten wir für das Auftreten der Querstreifung in der willkürlichen Muskulatur.

Bei *Didelphis* und *Mesocricetus* gleichzeitig erfolgen die Anlage der Augen- und Ohrblase, der Linsenplakode, der Hirnnerven, des Pankreas, der Bogengänge, der Gehörknöchel und des Zwerchfells; um mehr als einen Tag verspätet setzt bei *Didelphis* der Kreislauf ein und wird die Leber angelegt. Die Vordergliedmassen, deren fortgeschrittener Zustand in den Beschreibungen ganz besonders hervorgehoben wird, werden gegenüber dem Hamster nicht etwa verfrüht, sondern gleichzeitig, die Hinterbeine deutlich verspätet angelegt. Zur Zeit der Geburt ist die Differenzierung der Vorderextremität gegenüber jener des Hamsters nur um die Spanne von einem Vierteltag fortgeschrittener; die Hinterbeine weisen jedoch einen erheblichen Entwicklungsrückstand auf.

Wir können aus dem Vergleich bereits ersehen, dass zwar Verfrühungen kleinen Ausmasses bestehen, dass aber die meisten Organe und Organkomplexe von *Didelphis* in der für *Mesocricetus* normalen Zeitfolge auftreten. Ob diese Folge beim Hamster eine für alle Eutheria typische darstellt, bleibt zu untersuchen.

Auffallender als die Verfrühungen ist indessen der bei *Didelphis* und bei den Beutlern allgemein festgestellte cranio-caudade Entwicklungsgradient.

Der deutlichste Differenzierungsunterschied besteht zwischen vorderer und hinterer Gliedmasse. Während beim neugeborenen Beutler die Vorderextremität alle Skelettelemente in knorpeliger Ausbildung enthält, die quergestreiften Muskeln

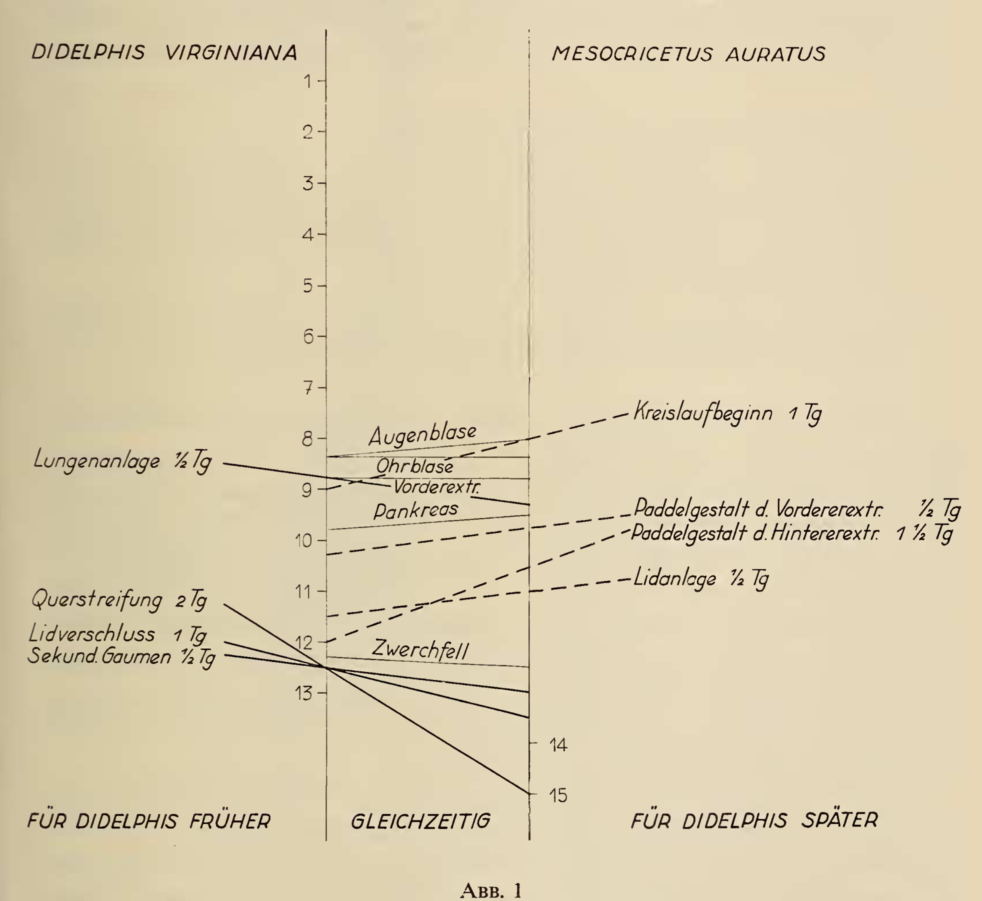


ABB. 1

Vergleich der Embryonalentwicklung von *Didelphis virginiana* und *Mesocricetus auratus*

und eine Gelenkspalte für den Humerus sich entwickelt haben, finden sich in den Hinterbeinen nur erste Anlagen der Skelett-Teile. Die bei der Geburt zu intensiver Bewegung fähige Vorderextremität mit freien und mit Krallen versehenen Fingern steht so in Gegensatz zur unbeweglich dem Körper angelegten, viel schwächer entwickelten Hintergliedmasse.

Ein derartiger Gradient ist beim 12¾ Tage alten Embryo von *Mesocricetus* nicht zu beobachten. Wohl wird auch hier die Hintergliedmasse etwas später als

die vordere angelegt. Aber der Differenzierungssunterschied zwischen vorn und hinten beträgt nach 12¾ Tagen Gesamtentwicklung nur ¾ Tage gegenüber von 2 Tagen bei *Didelphis.*

Der Vergleich mit *Mesocricetus* bestätigt für *Didelphis* also einen ausgeprägten Entwicklungsunterschied für die Extremitäten. Er zeigt aber zugleich, dass die Vordergliedmassen nicht wesentlich verfrüht ausgestaltet werden; das Differenzierungsgefälle kommt zustande durch verlangsamte Ausbildung der Hinterextremität.

Sehr bedeutsam sind zwei weitere Einsichten:

— die neugeborene *Didelphis* (=Beutler, da die Geburtszustände verschiedenster systemtischer Gruppen der Marsupialia fast identisch sind) ist einem Embryonalstadium der Eutherien-Nesthocker vergleichbar, stellt ihnen gegenüber also einen extremeren Ontogenese-Typus dar;

— die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Didelphis* entspricht der raschesten intrauterinen Differenzierungsgeschwindigkeit der Eutherien.

Unsere Gegenüberstellung von *Didelphis* und *Mesocricetus* hat ergeben, dass Beschleunigungen in der Ontogenese von *Didelphis* zwar vorkommen, dass die geburtstypischen Merkmale im grossen und ganzen aber Momente einer gemessen an der extremsten Möglichkeit einer Eutherien-Ontogenese normal verlaufenden Entwicklung sind. Nun sollen auch die postnatalen Differenzierungsprozesse in den Vergleich einbezogen werden. Nach der Feststellung überraschender embryonaler Ähnlichkeiten geschieht dies nunmehr in phylogenetischer Absicht. Nicht mit dem Gedanken etwa, eine Ahnenschaft der Marsupialia nachzuweisen. Tritt aber zur embryonalen auch eine Übereinstimmung postnataler Prozesse, dann wird die Annahme einer Evolution der Marsupialia und Eutheria aus einander nahestehenden Stammformen wahrscheinlich.

Wir benötigen für den Vergleich die auffälligen Öffnungsvorgänge der Sinnesorgane, sowie die Ablösung des primären Kiefergelenkes durch das sekundäre: Zeitmarken also, auf die PORTMANN (1938, 1962, 1965) wiederholt hingewiesen hat. Wir vergleichen ausserdem den Verknöcherungsprozess der beiden Formen.

Es soll andernorts ausführlicher dargestellt werden, dass die Ossifikationsstufe eine sichere Eingliederung der Formen als Marsupialier- und Eutheria-Nesthocker einerseits und als Nestflüchter anderseits ermöglicht. Der Verknöcherungsgrad erlaubt uns beispielsweise die Feststellung, wann *Didelphis* morphologisch den Geburtszustand der Eutherien-Nesthocker erreicht. Die Übersicht (Abb. 2) ergibt:

— die Sukzession von Malleus-Ablösung, Öffnung des Meatus acusticus externus und die Lösung des Lidverschlusses ist bei *Didelphis* und *Mesocricetus* dieselbe;

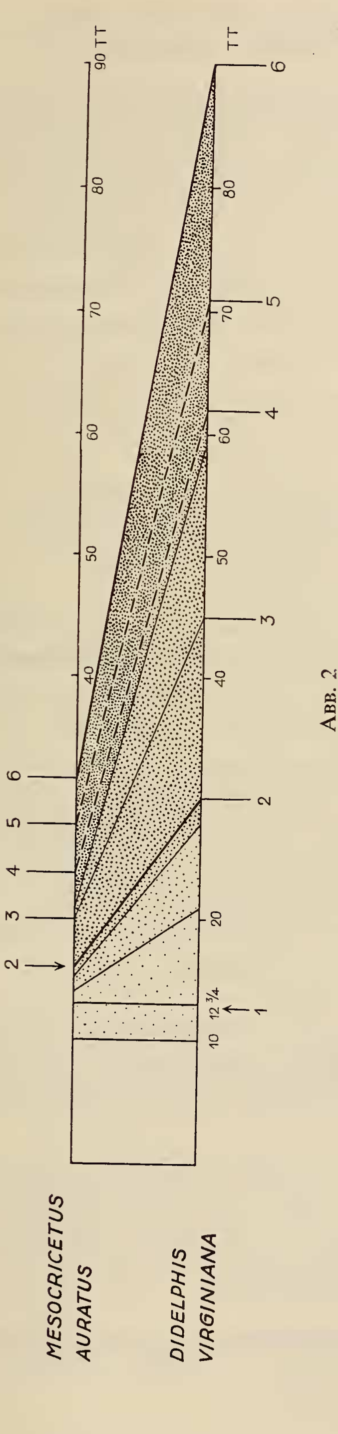


ABB. 2

postnatale Entwicklung von *Didelphis virginiana* und *Mesocricetus auratus*
Durch die Punktierungsunterschiede werden Verknöcherungsstufen wiedergegeben.

1 Geburt von *Didelphis virginiana*
2 Geburt resp. Geburtszustand von *Mesocricetus auratus*
3 Ablösung des Malleus
4 Oeffnung des Meatus acusticus externus
5 Lösung des Lidverschlusses
6 Erreichen des Nestflüchterzustandes

— klar umschreibbare Verknöcherungsprozesse folgen sich bei *Didelphis* und *Mesocricetus* in qualitativ und quantitativ übereinstimmender Weise;

— im Gegensatz zu dieser Übereinstimmung zeigen sich bei *Didelphis* gegenüber den Monotremen (*Ornithorhynchus*) bedeutende Unterschiede, sowohl was die Öffnung der Sinnesorgane als was die zeitliche Folge der Verknöcherungsprozesse betrifft. Ich bin hier nicht ausführlicher darauf eingegangen;

— die postnatale Entwicklung von *Didelphis* ist gegenüber *Mesocricetus* gedehnt und zwar am stärksten da, wo die nachgeburtliche Differenzierung von *Didelphis* noch den intrauterin verlaufenden Gestaltungsprozessen von *Mesocricetus* gegenübersteht. Für ein Studium der evolutiven Veränderung des Ontogenesetypus sind, wie in anderem Zusammenhang gezeigt werden soll, diese Entwicklungsgeschwindigkeiten von grundlegender Bedeutung.

Blicken wir nun auf die Gesamtentwicklung von *Didelphis*, wie sie sich im Vergleich mit *Mesocricetus auratus* darstellt, so ergibt sich, insofern als *Didelphis* und *Mesocricetus* Repräsentanten ihrer Gruppe darstellen:

1. die embryonalen und postnatalen Entwicklungsvorgänge der Marsupialia sind jenen der Eutheria in ihrem Verlauf durchaus vergleichbar, während zur Postnatalentwicklung der Monotremen Divergenzen und Überschneidungen festzustellen sind. Die bestehende Auffassung, dass die Marsupialia den Eutheria näher stehen als jede der beiden Gruppen den Monotremen, von PORTMANN (1938) auf Grund des Ei- und des Ontogenesetypus ausgesprochen, wird auch durch den Ontogeneseverlauf bestätigt. Dies macht eine Abstammung der Eutheria und Marsupialia aus relativ ähnlichen Stammgruppen wahrscheinlich. Auf verschiedene Stammformen weisen neben morphologischen Besonderheiten der Adultformen frühembryonale Abweichungen vor allem im Furchungsmodus und in der Plazentation.

2. Der Beutler-Neonatus ist einem Embryonalstadium der Eutherien vergleichbar. Er repräsentiert also einen besonderen Nesthockertypus und stellt uns zugleich vor Augen, zu welch frühem Zeitpunkt die Vorfahren der Eutheria geboren werden konnten.

3. Aus der Übereinstimmung der intrauterinen Entwicklungsgeschwindigkeit von *Didelphis* und *Mesocricetus* geht hervor, dass *Didelphis* (mit *Dasyurus* quoll) gegenüber den Eutherien die rascheste praenatale Differenzierung unter allen bekannten Mammalia aufweist.

4. Sowohl bei *Didelphis* wie bei *Mesocricetus* ist die extrauterine gegenüber der intrauterinen Entwicklung gedehnt.

Résumé

Le Marsupial nouveau-né correspond à un stade embryonnaire des Euthériens; il représente donc un type particulier de nidicole et indique le minimum de gestation après laquelle les ancêtres des Euthériens pouvaient naître. Parmi les Mammifères connus, *Didelphis* présente la plus grande vitesse de développement intra-utérin; le développement postnatal aussi bien de *Didelphis* que de *Mesocricetus* est ralenti par rapport au développement prénatal. Il résulte de la comparaison entre l'ontogenèse prénatale et postnatale, aussi bien de *Didelphis* que de *Mesocricetus*, que les Marsupiaux sont plus proches des Euthériens que des Monotrèmes.

Summary

The new-born Marsupial corresponds to an embryonic stage of the Eutherians, he therefore represents a particular type of nidicolous newborn and indicates the minimum of gestation-time after which the ancestors of Eutherians could be born. Amongst the known Mammals *Didelphis* presents the quickest intrauterine development; the development after birth of *Didelphis* as of *Mesocricetus* is delayed in comparison with the prenatal period. The study of the pre- and postnatal ontogenesis of *Didelphis* and *Mesocricetus* manifests a nearer affinity between Marsupials and Monotremes.

LITERATUR

Beatty, M. D. and H. H. Hillemann. 1950. *Osteogenesis in the golden hamster.* J. Mamm. 31: 121-134.

Beyerlein, L., H. H. Hillemann and C. van Arsdel. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster.* Anat. Rec. 111: 49-61.

Boyer, C. 1953. *Chronology of development for the golden hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

Hartman, C. G. 1919. *Studies in the development of the opossum Didelphis virginiana L.* J. Morph. 32: 1-144.

McClain, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the opossum Didelphis virginiana.* J. Morph. 64: 211-266.

McCrady, E. 1938. *The Embryology of the Opossum.* Amer. Anat. Mem. 16: 1-226.

Nesslinger, C. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal virginia Opossum.* J. Mamm. 37: 382-394.

Portmann, A. 1938. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem.* Bio-Morphosis 1: 49-66, 109-126.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundlagenforschung 4: 1-62.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-666.

Starck, D. 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere.* Handb. d. Zool. Berlin 9(7): 1-276.